Kühn, A. 1955. *Entwicklungsphysiologie.* Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg.
Lehmann, F. E. 1948. *Zur Entwicklungsphysiologie der Polplasmen des Eies von Tubifex.* Rev. suisse Zool. 55, 1-43.
— 1950 *b. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Polplasmen von Tubifex und den Mikromeren von Paracentrotus.* Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 25, 611-619.
— & Wahli, H. R. 1954. *Histochemische und elektronenmikroskopische Unterschiede im Cytoplasma der beiden Somatoblasten des Tubifexkeimes.* Z. Zellforsch. 39, 618-629.
Palade, G. E. 1952. *A study of fixation for electron microscopy.* J. exper. Med. 95, 285-298.
von Parseval, M. 1922. *Die Entwicklung zentrifugierter Eier von Tubifex rivulorum Lam.* Roux Arch. Entw.-mech. 50, 468-497.
Penners, A. 1922. *Die Furchung von Tubifex rivulorum.* Zool. Jb. Anat. 43, 323-367.
Reverberi, G. 1956. *The mitochondrial pattern in the development of the Ascidian egg.* Experientia (Basel), 12, 55-56.
Shaver, J. R. 1955. *The distribution of mitochondria in sea urchin embryos.* Experientia (Basel), 11, 351-353.

N° 16. **H. Kummer,** Zürich. — Rang-Kriterien bei Mantelpavianen. Der Rang adulter Weibchen im Sozialverhalten, den Individualdistanzen und im Schlaf.

(Aus dem Zoologischen Institut und der Tierpsychologischen Abteilung der Universität Zürich am Zoologischen Garten.)

1. Methode

Das Material für die folgenden Ausführungen stammt aus einem Katalog sozialer Verhaltenselemente, der im Sommer 1955 anhand der Mantelpaviangruppe im Zürcher Zoo entstand.

N. Tinbergen schrieb 1952 in seiner „Instinktlehre“, der Verhaltensforscher habe vor jeder andern Untersuchung an einer Tierart ihr Ethogramm kennenzulernen, d.h. — soweit möglich — ihre sämtlichen angeborenen Bewegungen. Auch dort, wo die Unterscheidung angeborener und erworbener Bewegungen zunächst

unmöglich ist, kommt dieser Forderung grösste Bedeutung zu. Wohl führt die Arbeit am Verhaltenskatalog einer Art nicht zu einem geschlossenen Resultat wie die Spezialuntersuchung. Sie ist indessen keineswegs nur undankbare Vorarbeit für die Kausalforschung, sondern liefert schon an sich überraschende, wenn auch vielfältige Ergebnisse, gerade weil sie selbst keine Hypothese zu prüfen hat.

So zeigt der Sozialkatalog für Mantelpaviane, dass von 70 Verhaltenselementen nur 2 auf ein Geschlecht beschränkt sind, nämlich eine noch zu beschreibende Sonderform der sozialen Hautpflege und eine Spielform. Alle Bewegungen des Sexualverhaltens und der Jungenpflege kommen in beiden Geschlechtern vor, die männlichen Begattungsbewegungen z. B. auch bei „homosexuellen“ Weibchen.

Seitenstetigkeiten betreffen in bestimmten asymmetrischen Verhaltenselementen den Kopf gar nicht (45% links), die Arme teilweise (68% links), den Schwanz vollständig (96% links). Diese Prozentsätze ändern von Tier zu Tier kaum.

Eine Übersprungbewegung für schwächste Erregungen, das kreisförmige Schnauzenwischen, tritt erst im Alter von 2 Jahren auf.

Das Variieren des einzelnen Elements ist bedingt durch einen Wechsel der Begleitbewegungen, welche in den meisten Elementen der Kernbewegung (dem Funktionsträger) fakultativ zur Seite treten (Abb. 1).

Vom Katalog der sozialen Verhaltenselemente führt eine einfache quantitative Untersuchung zur lückenlosen Beschreibung der sozialen Gruppenstruktur: Stellt man für einen bestimmten Zeitraum fest, w e l c h e Verhaltenselemente jedes Individuum gegenüber allen andern ausführt, und w i e o f t jedes Element in allen möglichen Zweierbeziehungen vorkommt, so gelangt man bei geeigneter graphischer Auswertung zur Übersicht über Art und Intensität der Beziehungen in der Gruppe. Am klarsten wird diese Verbreitung der sozialen Verhaltenselemente, wenn man für jedes Element ein Soziogramm erstellt, wie es Abb. 2 zeigt. In der Reihenfolge des Alters — bei adulten Tieren nach der Futterrangordnung — treten in der Kolonne links alle Individuen als Aktoren, rechts als Rezeptoren auf. Die Verbindungsgeraden geben an, wie oft ein Tier das Element gegenüber einem andern ausführte.

Die untersuchte Gruppe bestand zur Zeit meiner Beobachtungen aus einem adulten Männchen, dem Inhaber der absoluten α-Stellung über alle andern Individuen, ferner 4 adulten Weibchen und 10 Jungtieren aller Altersstufen.

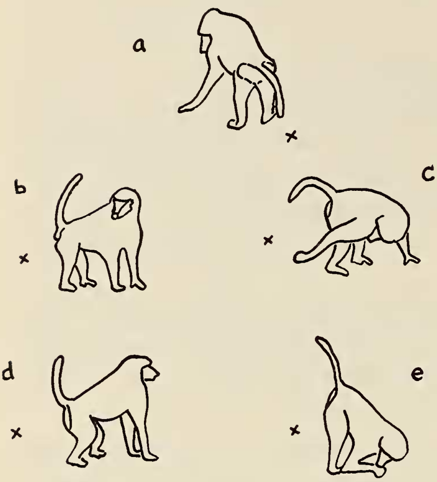


Abb. 1.

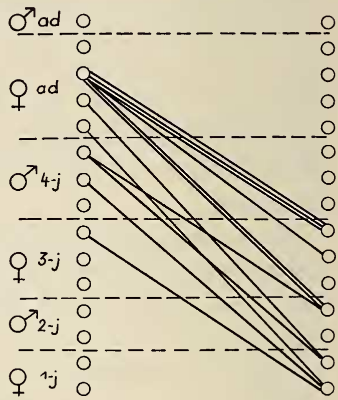


Abb. 2.

Abb. 1. Varianten des Elements « Präsentieren ». × = Platz des Partners. *a* Kernbewegung u. Funktionsträger: Zuwenden des Analfeldes. Begleitbewegungen: *b* Blick zurück und Schwanzheben (Begattungsaufforderung); *c* Griff (Antwort auf positive Reaktion des Partners und Intensitätssteigerung); *d* Beinflexion (Angst); *e* Armflexion (Aufforderung zur sozialen Hautpflege).

Abb. 2. Soziogramm des « Symbolischen Extremitätenbisses ». 16.5.—29.6.55, 60 Std. (ad = adult, 4-j. = 4-jährig). Erklärung im Text und im Abschnitt 2*e*.

2. Rangkriterien der adulten Weibchen

Da die Soziogramme eines Katalogs die Verbreitung aller sozialen Verhaltenselemente quantitativ richtig wiedergeben, muss aus ihnen die Rangordnung abgelesen werden können. Nun haben aber Tiere verschiedenen Alters auch ein unterschiedliches Verhaltensinventar. Sie werden folglich ihre Rangstellung durch verschiedene Verhaltenselemente kundgeben. Um dieser Schwierigkeit vorerst aus dem Wege zu gehen, wählte ich für die Rangstudien die vier adulten Weibchen der Gruppe.

a) *Droh- und Angstelemente*

Unter den Elementen, die sich als Rang-Indikatoren erwiesen, sind an erster Stelle die Drohelemente zu nennen. Wertet man im Soziogramm eines solchen Elements jedes Auftreten in der Rolle des Drohenden als positiven Punkt, Bedrohtwerden dagegen negativ, so erscheinen die vier Weibchen in Bezug auf ihre Punktsummen in den meisten Drohelementen in derselben Reihenfolge. Tab. 1 gibt die entsprechenden Werte für folgende Elemente:

— Brauenziehen: Kontraktion des Stirnmuskels, Zeigen der pigmentarmen Oberlider.

— Bodenschlag: Schlag mit den Händen auf die Unterlage.

— Gesicherte Drohung: Brauenziehen und Bodenschlag gegen den Bedrohten unter gleichzeitigem Präsentieren gegenüber dem adulten Männchen.

— Genickbiss

— Pressen: Anpressen an den Boden. Ein Angstelement. Wertung negativ.

Die vier Weibchen werden mit β, γ, δ und ε bezeichnet.

Tabelle 1.

Häufigkeit der Aktor- und Rezeptorrollen in Droh- und Angstelementen für die Weibchen β-ε. 16.5.—29.6.55, 60 Stunden. Sämtliche Streitfälle.

	β	γ	δ	ε
a) Drohung				
Brauenziehen . . .	+8 (8—0)	+3 (4—1)	—9 (0—9)	—12 (1—13)
Bodenschlag	+4 (4—0)	+2 (2—0)	—5 (1—6)	— 4 (0—4)
Gesicherte Drohung .	—1 (3—4)	0 (11—11)	—5 (5—10)	—21 (3—24)
Genickbiss	0 (1—1)	—1 (0—1)	—2 (0—2)	— 7 (1—8)
b) Angst				
Pressen	—1	—2	—2	— 7

Ranghohe Weibchen führen während der Gesicherten Drohung oft Drohläufe gegen die Unterlegene aus. Im Extremfall führt dies

bis zu einem Biss in deren Schwanzwurzel. Das Weibchen ε besitzt einen mit Narben und offenen Schürfungen bedeckten Schwanz, δ zeigt nur eine Narbe, β und γ gar keine.

Von besonderem Interesse bei der Untersuchung einer Rangordnung ist die Frage nach ihren Ursachen und im Zusammenhang damit nach der wertenden Instanz. Zwei Möglichkeiten sind hiefür im vorliegenden Fall denkbar:

1. Die Rangordnung der Weibchen ist eine Folge ihrer Wertung durch das α-Männchen. So ist nach ZUCKERMAN (1932, S. 226) die Ranghöhe der Mantelpavianweibchen proportional ihrer momentanen sexuellen Valenz für das Männchen und variiert deshalb mit den menstruellen Veränderungen der äusseren Geschlechtshaut.

2. Der Rang wird durch die gegenseitige Wertung der Weibchen bestimmt.

Sämtliche in unserer Gruppe festgestellten Rangkriterien sprechen für diese Interpretation. So ist auch die häufige Bedrohung der rangtiefen Weibchen durch das α-Männchen die Folge der Gesicherten Drohungen ranghoher Weibchen gegen jene. Die Gesicherte Drohung wirkt als „Zielbezeichnung".

b) *Sexualelemente*

Die Unabhängigkeit des Weibchenrangs von der sexuellen Wertung durch das Männchen kommt deutlich zum Ausdruck, wenn man die Häufigkeit des Präsentierens ihm gegenüber, also der Begattungsaufforderung (Abb. 1), mit der Frequenz der Begattungen selbst vergleicht. (Tab. 2.)

TABELLE 2.

Häufigkeit freiwilligen Präsentierens (27.4.—26.5., 38 Std.) und Begattungsfrequenz pro Monatszyklus (3 Monate, 130 Std.)

	β	γ	δ	ε
Präsentieren	17	19	6	3
Begattungen/Zyklus . .	3	1,7	2	7,3

Der Aufenthalt in unmittelbarer Nähe des Männchens und damit die Möglichkeit zu präsentieren beruht auf der Duldung der Weibchen unter sich. Rangtiefe Weibchen treten dann in Beziehung zum Männchen, wenn kein ranghöheres bei ihm ist. Die Distanzkurven (Abb. 3) zeigen solche „Ablösungen". Präsentieren ist ein Rang-Kriterium.

Dagegen hängt die Begattungsfrequenz von der Wertung der Weibchen durch das Männchen ab und steht in keiner Beziehung zu ihrem Rang. Das Weibchen mit der grössten Schwellungspotenz, ε, wird deutlich bevorzugt.

c) *Futterrang und Toleranzüberschreitung*

Am 14.6.55 wurde die Rangordnung durch Fütterungsversuche bestätigt: Sassen zwei adulte Weibchen ausser Sicht des α-Männchens, wurde ein Bananenstück zwischen sie geworfen. Die Rangtiefere reagierte meist überhaupt nicht. Die Ranghöhere holte sich das Stück nach einem Blick in Richtung des Männchens. In dessen Gegenwart reagierte keines der Weibchen auf Bananenstücke, die vor ihm hinfielen. Auch hier wird nur das Rangverhältnis der Weibchen zum M ä n n c h e n von ihrem sexuellen Zustand beeinflusst: Am 7.6. befand sich ε im Schwellungsmaximum. Während einer Begattung wurde Futter vor sie geworfen. Sofort nach der Begattung nahm es sich ε und frass ohne Intervention des Männchens.

Der eben erwähnte Blick nach dem α-Männchen wird — oft unter Aufrichten auf die Hinterextremitäten — stets bei einer Überschreitung seiner Toleranz ausgeführt, z. B. bei Beziehungen sexuellen Charakters zu andern Tieren der Gruppe oder beim Verlassen des Harems. Das Soziogramm (60 Std.) gibt folgende Frequenzen für den Blick nach dem Männchen:

β	γ	δ	ε
13	2	4	4

und für drei eben geschlechtsreif gewordene Weibchen der Gruppe in der Reihenfolge ihres Rangs:

17	9	4 .

β unterhielt eine dauerhafte Beziehung mit einem vierjährigen Männchen und verliess den Harem häufig, um es aufzusuchen.

d) *Soziale Hautpflege*

Einen grossen Teil des Tages verbringen die adulten Weibchen beim „Lausen“ des Männchens, und zwar mit folgender Häufigkeit (156 viertelstündliche Stichproben von einer Minute während einer Woche):

β	γ	δ	ε
33	35	0	1

Bei β wirkt sich das häufige Fernbleiben vom Harem aus.

Bei den schon erwähnten drei jungen Weibchen tritt mit der ersten Menstruation eine Sonderform des „Lausens“ am alten Männchen auf, wobei nur der Zeigefinger einer Hand verwendet wird. (Vor der Pubertät wagen sie es überhaupt nicht, das Männchen zu berühren.)

Diese Hemmform der Hautpflege konnte auch einmal bei Weibchen ε beobachtet werden, als es während des normalen zweihändigen „Lausens“ durch eine gegen δ gerichtete Drohaktion des Männchens erschreckt wurde. Nach 10 Sekunden ging es wieder zum Normallausen über.

Ein deutliches Merkmal tiefen Rangs ist bei adulten Weibchen das „Selbstlausen“, vor allem der Hände. Während der genannten Woche trat es wie folgt auf:

β	γ	δ	ε
0	1	1	15.

e) *Toleranz gegenüber den Jungen*

Mature und adulte Tiere beissen kleine Junge nicht ins Genick, wenn sie von ihnen belästigt werden, sondern ergreifen deren Unterarm (selten den Fuss) und beissen sachte darauf, worauf sich das Junge meist ruhig verhält. Dieser „symbolische Extremitätenbiss“ wurde von δ und ε nur je einmal ausgeführt, in beiden Fällen so heftig, dass das Junge kreischte, was bei den Ranghohen nie beobachtet wurde. β und γ bissen ihre Jungen nie ins Genick, wohl aber δ und ε. Beide Ranghohen liessen sich dagegen mehrmals auf leichtes Kampfspiel mit Jungen ein.

Heftige Reaktion gegenüber Jungen ist ein Kriterium tiefen Rangs.

f) *Initiative*

Der weitaus deutlichste Unterschied zwischen dem Sozialverhalten ranghoher und rangtiefer Weibchen besteht im Grad ihrer Initiative. Leider liegen hierüber keine Zahlen vor. Es steht jedoch fest, dass β und γ über ¾ ihrer Beziehungen aktiv einleiten, während δ und ε in weniger als ⅕ der Fälle den Anstoss zu einer Beziehung geben. Sie lassen sich vielmehr passiv von ihren Partnern aufsuchen.

g) *Die Entfernung vom α-Männchen*

Nach Zuckerman nimmt das Weibchen mit der momentan grössten Schwellung nicht nur die höchste Rangstellung unter seinesgleichen ein, sondern hält sich auch stets am nächsten zum Männchen. Der folgende Distanzkurvenausschnitt zeigt das Gegenteil, in Übereinstimmung mit den Resultaten der Sexualsoziogramme. An diesem Tag zeigte das rangtiefste Weibchen die Maximalschwellung, die drei andern Weibchen waren einige Tage vorher fast miteinander auf dem Schwellungsminimum angelangt.

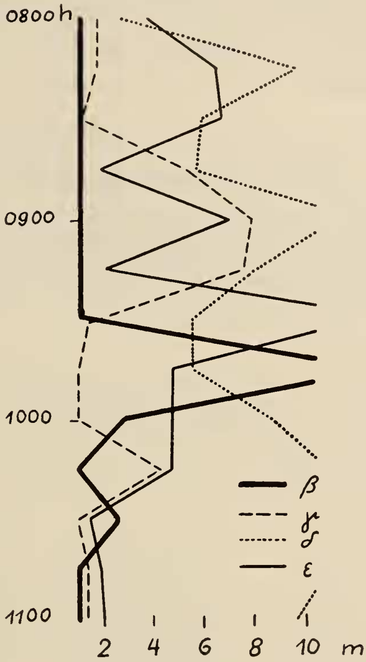


Abb. 3.
Distanzen der adulten Weibchen vom α-Männchen am 7.6.55, 0800–1100 h.

Alle 15 Minuten wurden die Distanzen der Weibchen zum Männchen notiert. (Adulttiere wechseln ihre Plätze im Durchschnitt alle 5 Minuten.) Abb. 3 zeigt, dass das sexuell aktive Weibchen hinsichtlich Distanz erst an dritter Stelle steht.

Dieses Distanzverhältnis wird durch andere Tageskurven und lange qualitative Beobachtung bestätigt. Es ist konstant und u n a b h ä n g i g v o m S c h w e l l u n g s z u s t a n d . Die Durchschnittswerte von 78 über 10 Tage verteilten Stichproben sind:

β	γ	δ	ε
1,88 m	2,13 m	5,4 m	2,46 m

Dass die Distanz mit sehr tiefem Rang wieder abnimmt, erklärt sich wie folgt: Allgemein rennen Tiere in Angst zum α-Männchen. Die Gesicherte Drohung zeigt den Vorteil, dem Männchen näher zu sein als der Gegner. ε als Ziel fast aller Entladungsdrohungen hält sich sehr oft 1 m vor α auf, so nahe als β oder γ dies zulassen. δ dagegen begibt sich nur zum Männchen, wenn es wirklich „lausen" kann. Die Distanzen der Schlafplätze der Weibchen von dem des Männchens zeigten ein halbes Jahr später dasselbe Verhältnis.

h) *Schlafbewegungen*

Bei der Untersuchung der Schlafplatzwahl fiel es auf, dass ε sich im Schlaf sehr häufig bewegte. Damit wurde vermutlich ein weiteres Rangkriterium gefunden. Jedenfalls ist die Anzahl der Schlafbewegungen pro Zeiteinheit proportional der Rangtiefe. (Tab. 3.)

Tabelle 3.

Frequenz der Schlafbewegungen der adulten Weibchen.

		β	γ	δ	ε
1.7.55	20.40—21.40 h . .	0	6	12	7
5.7.	22.00—23.00 h . .	6	3	6	7
6.7.	22.10—23.10 h . .	3	11	11	8
7.7.	19.55—20.55 h . .	4	7	12	26
8.7.	19.55—20.55 h . .	4	9	10	20
27.2.56	19.30—20.30 h . .	4	2	4	9
29.2.	19.30—20.30 h . .	2	2	3	6
1.3.	19.30—20.30 h . .	4	5	12	11
	Total	27	45	70	94

Die Übereinstimmung der Stundensummen mit der Gesamtsumme ist mit einem P-Wert von 0,08 statistisch (knapp) gesichert.

Die häufigste Schlafbewegung ist ein kurzes Aufrichten aus der sitzenden, etwas gebuckelten Schlafstellung, ferner Zucken mit dem Schwanz. Stets bleiben die Augen geschlossen.

Bei ε wurde mehrmals Brauenziehen im Schlaf festgestellt. — Eines der drei maturen Weibchen bewegte sich nach einer Züchtigung durch das α-Männchen wegen Schlafplatzstreitigkeiten eine halbe Stunde lang dreimal so häufig wie unmittelbar vorher.

Es ist anzunehmen, dass die Schlafbewegungen mit der mittleren Tagesdosis eines Individuums an Bedrohung und Züchtigung zusammenhängen. Wieweit sich die Tageserlebnisse direkt auf die folgende Nacht projizieren, konnte noch nicht festgestellt werden. Möglicherweise lassen sich die relativ starken Schwankungen der Einzelsummen dadurch erklären. Einflüsse der Periodenphase sind bei den Weibchen nicht zu bemerken.

3. Rangursachen und Zusammenfassung

Als Ursachen der Rangstellung adulter Weibchen sind psychische Eigenschaften wahrscheinlich: An Körpergrösse steht das Weibchen ε an erster, β an letzter Stelle. Auch wurden Kämpfe zwischen Weibchen nie beobachtet. Vielmehr klären die jungen Weibchen, die mit der Reife dem Männchen zu folgen beginnen, ihre Rangstellung gegenüber den adulten Weibchen durch grundlose und stets wiederholte Gesicherte Drohungen ab.

Der Rang adulter Weibchen im Mantelpavian-Harem entspricht ihrer gegenseitigen Wertung. Er ist unabhängig von der Wertung durch das Männchen und vom monatlichen Zyklus der Weibchen selbst. Kennzeichen tiefen Rangs bei adulten Weibchen sind:

- Negative Bilanz der Drohelemente;
- Narben und Wunden an der Schwanzwurzel;
- Grosse Distanz vom α-Männchen, geringe Frequenz der Hautpflege und des Präsentierens gegenüber diesem;
- Wenig Überschreitungen der Toleranz des α-Männchens;
- Selbstlausen;
- Geringe Beziehungsinitiative;
- Geringe Toleranz gegenüber den Jungen;
- Grosse Schlafbewegungsfrequenz.

LITERATUR

Tinbergen, N. 1952. *Instinktlehre* (übers. v. O. Koehler). Berlin und Hamburg.

Zuckerman, S. 1932. *The Social Life of Monkeys and Apes*. London.